Bull. Ecol., t. 24 (1) 1993 : 41-51

ÉTUDE DES PEUPLEMENTS LOMBRICIENS ET DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES HUMUS DANS LA RÉSERVE BIOLOGIQUE DE LA TILLAIE

(Forêt domaniale de Fontainebleau, Ile-de-France)

Laurent DELHAYE et Jean-François PONGE

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale, 4 avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

SUMMARY
(original scientific paper)

STUDY OF EARTHWORM COMMUNITIES AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF HUMUS IN THE BIOLOGICAL RESERVE OF LA TILLAIE (STATE FOREST OF FONTAINEBLEAU, ILE-DE-FRANCE.

Humus and earthworm species were sampled in 30 points of an unexploited beech forest (La Tillaie, Fontainebleau, France), according to the distribution of geomorphological, pedological and sylvogenetical features. This stand was free of management practices for three centuries. The humus form is tightly connected to the distribution of the two main ecological categories of earthworm species (epigeic and endogeic), which is a well-known result. More original is the respective influence of vegetation and geomorphology on the genesis of humus form which has been demonstrated here. The zone with a shallow sand cover (underlain by a continuous limestone table) bears mull humus forms (activity of endogeic species), with more surface-accumulated organic matter during the phase of intense growth of beech (pole stage), and with concomitent decrease in the density of endogeic species. The zone with a deep sand cover (podzols) unexpectedly bears humus forms which are intermediary between mull and moder (mull-like moder), with epigeic earthworm species. Moder to dysmoder humus forms were found only in the zone with a sandstone table near the soil surface (neopodzolic soils with temporary water-logging), with most distinct features (complete absence of earthworm species, H layer several cm thick) in the openings invaded by bracken fern, where regeneration of beech is absent. Thus less poor soils (leached soils on shallow sand cover) are more influenced by the sylvogenetical cycle of beech than other soil types, mainly through the action of vegetation upon soil animal communities.

KEY WORDS : Soil - Humus - Lumbricid worms - Unexploited forests - Fontainebleau - Forest dynamics - Geomorphology - Beech stand.

RÉSUMÉ
(travail original)

Un échantillonnage des humus et des peuplements de lombrics a été réalisé en 30 points de la réserve biologique de la Tillaie (Forêt de Fontainebleau, Ile-de-France), traduisant la variété géomorphologique, pédologique et sylvogénétique de cette station, qui est une hêtraie climacique hors gestion depuis 300 ans. La forme d'humus est en relation étroite avec la composition des peuplements lombriciens, notamment la répartition des deux catégories écologiques principales, épigés et endogés, résultat déjà bien connu. L'originalité du présent travail est de montrer les influences respectives de la végétation et de la géomorphologie dans le déterminisme de la formation des humus. La zone d'épaisseur faible du sable de Fontainebleau (surplombant une dalle calcaire continue) porte des humus de forme mull (activité des espèces endogées), avec une accumulation de matière organique au sein de la litière pendant la phase de croissance intense du hêtre (perchis), associée à une régression des populations endogées. La zone d'épaisseur forte du sable de Fontainebleau (podzols) est associée, contrairement à notre attente, à des humus de forme intermédiaire entre mull et moder (moder mulleux), caractérisés par la présence d'espèces épigées. Les humus de forme moder à dysmoder sont associés à la zône d'affleurement des grès (sols néopodzoliques à hydromorphie temporaire), avec les caractères les plus tranchés (absence totale de vers, couche H épaisse de plusieurs cm) au niveau des clairières à fougère aigle où la régénération du hêtre est absente. C'est donc sur les sols les moins pauvres (sols lessivés sur couche mince de sable pur) que le cycle sylvogénétique du hêtre manifeste l'influence la plus notable sur les populations animales du sol et par voie de conséquence sur la forme d'humus.

MOTS CLÉS : Sol - Humus - Lombrics - Réserves biologiques - Fontainebleau - Dynamique forestière - Géomorphologie - Hêtraie.

*Manuscrit reçu le 16 novembre 1992 ; version révisée acceptée pour publication le 15 mars 1993.

INTRODUCTION

Un grand nombre de travaux scientifiques ont été effectués dans la réserve biologique de la Tillaie (Forêt de Fontainebleau, Ile-de-France), en raison de l'ancienneté de l'abandon des pratiques sylvicoles qui date du XVIIe siècle. Une synthèse des résultats obtenus dans le cadre du Programme Biologique International a été publiée par LEMÉE (1978) et un certain nombre d'études ont concerné la dynamique des humus forestiers (FAILLE, 1975a, b), mais aucune analyse d'ensemble n'avait porté sur les influences respectives de la végétation, de la géomorphologie et des populations lombriciennes sur la forme d'humus, dans cette même parcelle forestière.

Au cours du cycle sylvogénétique d'une essence climacique comme le hêtre les conditions locales du milieu varient. La quantité de lumière arrivant au sol n'est pas la même dans une clairière et dans une futaie, de même la quantité de pluies incidentes (PONTAILLER, 1979), les ressources trophiques et l'habitat des animaux du sol varient (DAVID *et al.*, 1991). Ces variations peuvent donc influencer les peuplements animaux et microbiens du sol et par là-même la forme d'humus (DUCHAUFOUR, 1968 ; TOUTAIN, 1981). Réciproquement, les variations de la forme d'humus peuvent influencer les conditions de régénération d'une essence comme le hêtre (WEISSEN, 1986). Une dynamique est donc ainsi générée, qui peut être étudiée par analyse synchronique (mise en évidence simultanée sur le terrain des différentes phases d'une série temporelle) à condition toutefois que d'autres facteurs, variables sur le terrain, n'entrent pas en interaction avec l'influence du temps. Parmi ceux-ci la géomorphologie, qui traduit à la fois les différences dues au relief et à la nature de la roche-mère, revêt une importance considérable. L'histoire du site (notamment celle de l'influence de l'homme) est un autre facteur déterminant (KOOP, 1989).

Nous avons choisi de travailler sur un groupe zoologique du sol possédant une importance particulière dans le déterminisme de la forme d'humus, les lombricides (vers de terre), déjà étudiés dans la parcelle de la Tillaie mais sur un échantillon limité (LEMÉE, 1978). La variété des conditions pédologiques et géomorphologiques régnant sur le site de la présente étude a été déjà décrite et cartographiée, ainsi que le couvert végétal (BOUCHON *et al.*, 1973). Les chablis et volis multiples de février 1990 ont accru l'hétérogénéité naturelle de ce site, introduisant de nouvelles ouvertures dans la canopée. Le facteur historique peut être considéré comme invariant à l'intérieur de la parcelle, en raison du laps de temps très grand intervenu depuis l'abandon de la gestion forestière et la position centrale de la Tillaie au sein de l'ensemble des séries artistiques de Fontainebleau. Il s'agissait auparavant d'une chênaie (JACQUIOT *et al.*, 1973).

DESCRIPTION DU SITE

La parcelle de la Tillaie est constituée par un plateau dont le substrat de surface est formé par des sables tertiaires de Fontainebleau (Stampien marin) soufflés et remaniés par les vents au quaternaire (limon des plateaux). Ce dépôt de sable très pur repose sur du calcaire d'Etampes (Stampien supérieur lacustre) et localement (après érosion du calcaire), directement sur les grès situés au sommet de la formation des sables de Fontainebleau (DENISOT, 1970).

Le peuplement ligneux est constitué principalement de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Le chêne sessile [*Quercus petraea* (Mattus.) Liebl.] et le frêne (*Fraxinus excelsior* L.) sont présents mais les individus sont isolés. Les clairières, et dans une moindre mesure le sous-bois de la futaie, sont le lieu de développement d'une flore herbacée et arbustive peu abondante mais cependant susceptible d'influencer localement l'évolution des humus (FAILLE, 1975a, b, 1977, 1980).

Trente stations ont été définies, en fonction des phases du cycle sylvogénétique du hêtre (chablis, gaulis, perchis, futaie) et des divers types de sol. La nomenclature d'OLDEMAN (1990) décrivant les différentes phases du cycle forestier a été suivie. Les clairières récentes sans végétation nouvelle représentent l'événement-zéro, celles plus anciennes où une régénération dense a pris place correspondent à la phase d'innovation, les gaulis et perchis (arbres en phase de croissance et de concurrence intense âgés de 20 à 50 ans) à la phase d'agradation, la futaie mature (arbres ayant cessé leur croissance et n'entrant plus en concurrence mutuelle) à la phase biostatique et la futaie vieillie à la phase de dégradation, précédant un nouvel événement-zéro (chablis ou volis généralement multiple). Les clairières envahies par la fougère aigle (où aucune régénération n'intervient) correspondent à un stade d'écroulement de la forêt. Les clairières présentant une refermeture par la voûte appartiennent à la phase biostatique (cicatrisation sans régénération) mais ont été traitées comme une catégorie à part en raison de la pauvreté des apports en litière. Des cas particuliers ont été traités, comme les chênes isolés (dépérissants) et les chênes morts sur pied avec refermeture de la voûte par les hêtres.

Huit types de sols sont présents dans la parcelle de la Tillaie, d'après BOUCHON *et al.* (1973). La carte des sols réalisée par ces auteurs a été utilisée mais, pour les besoins de l'analyse, ils ont été regroupés en 3 catégories :

- sols lessivés- sols néopodzoliques- sols podzoliques et podzols.

Les caractéristiques de ces sols ont été présentées par ROBIN (1970). On notera leur particulière pauvreté en argile au niveau des horizons A, en raison de la quasi-absence d'argile dans la roche-mère : 3 % dans les sols lessivés, 1 % dans les sols néopodzoliques, 0 % dans les podzols. Il existe une relation étroite entre la répartition

des différents types de sol et la géomorphologie. La majorité de la surface du plateau (partie basse) est occupée par une mosaïque complexe formée de toutes les catégories (à l'exception toutefois des podzols) où dominent largement les sols lessivés. Sur les sables stampiens épais (butte) on trouve uniquement des podzols bordés de sols podzoliques. Sur les sables reposant sur les grès on trouve en très grande majorité des sols néopodzoliques. En fait, comme on le verra par la suite, il aurait été nécessaire de faire intervenir d'autres critères pour caractériser les sols néopodzoliques correspondant à la zone sur grès, notamment le degré d'hydromorphie.

Les caractéristiques climatiques sont celles de la forêt de Fontainebleau. Elles ont été présentées par LEMÉE (1978). Les précipitations annuelles moyennes sont de 700 mm et la température moyenne annuelle de 10 °C.

MÉTHODOLOGIE

Les observations et mesures ont été effectuées en avril 1992.

CARACTÉRISATION MORPHOLOGIQUE DES HUMUS

Sur chacune des 30 stations, trois profils ont été observés, sur une profondeur d'environ 15 cm. L'épaisseur des couches de l'horizon A0 (L, F et H) ont été mesurées, ainsi que celle de l'horizon A1. La couleur de ce dernier horizon a été caractérisée, à 3 profondeurs différentes (3, 6 et 9 cm, à partir de la limite inférieure de l'horizon A0), à l'aide du code de couleurs de Munsell. La présence de pourritures blanches au sein de la litière a été notée.

ÉCHANTILLONNAGE DES LOMBRICS

La méthode utilisée est l'extraction au formol ou méthode éthologique (BOUCHE, 1969). Sur chaque station six quadrats d'1/4 m² ont été délimités et arrosés à l'aide d'une solution d'eau formolée à des concentrations croissantes de 1, 2 puis 3 g/l (10' d'intervalle entre chaque arrosage) après décapage de la litière et tri manuel des vers déjà présents en surface, soit sur une surface totale de 1.5 m². Les vers sont ramassés et fixés dans le formol pur (solution du commerce à 37 %). La nature sableuse du substrat facilite la descente de l'eau formolée et la remontée des vers, le tri manuel après bêchage n'est donc pas nécessaire, comme cela a pu être vérifié sur les premières stations.

TABLEAU I.– Espèces de lombrics présentes dans les 30 relevés analysés.

Espèces épigées :	
DO	*Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826)
DP	*Dendrobaena pygmaea* (Savigny, 1826)
DR	*Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1826)
LC	*Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826)
EF	*Eisenia fetida* (Savigny, 1826)
EE	*Lumbricus eiseni* Levinsen, 1884
Espèces endogées :	
AC	*Allolobophora chlorotica* (Savigny, 1826)
LT	*Lumbricus terrestris* Linné, 1758
NC	*Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826)
NL	*Aporrectodea longa* (Ude, 1885)
OC	*Octolasion cyaneum* (Savigny, 1826)

TABLEAU II.– Liste des variables principales analysées (14 X 2 = 28).

L^+, L^-	épaisseur de la couche L forte, faible en cm
F^+, F^-	épaisseur de la couche F forte, faible en cm
H^+, H^-	épaisseur de la couche H forte, faible en cm
$A1^+$, $A1^-$	épaisseur de l'horizon A1 forte, faible en cm
P^+, P^-	présence, absence de pourritures blanches codée en 1, 0
co_3^+, co_3^-	couleur à 3 cm selon échelle de Munsell (les valeurs fortes (+) correspondant à une couleur tirant sur le jaune, les valeurs faibles (-) à une couleur tirant sur le rouge)
va_3^+, va_3^-	valeur à 3 cm selon échelle de Munsell, les valeurs fortes (+) correspondant à une teinte claire, les valeurs faibles (-) à une teinte foncée
ch_3^+, ch_3^-	chroma à 3 cm selon échelle de Munsell, les valeurs fortes (+) correspondant à une couleur vive, les valeurs faibles (-) correspondant à une couleur terne
co_6^+, co_6^-	couleur à 6 cm, mêmes remarques que ci-dessus
va_6^+, va_6^-	valeur à 6 cm, mêmes remarques que ci-dessus
ch_6^+, ch_9^-	chroma à 6 cm, mêmes remarques que ci-dessus
co_9^+, co_9^-	couleur à 9 cm, mêmes remarques que ci-dessus
va_9^+, va_9^-	valeur à 9 cm, mêmes remarques que ci-dessus
ch_9^+, ch_9^-	chroma à 9 cm, mêmes remarques que ci-dessus

IDENTIFICATION DES LOMBRICS

L'identification à l'espèce a été faite d'après les clés de détermination de BOUCHE (1972) et SIMS & GÉRARD (1985). La nomenclature retenue est celle de SIMS et GÉRARD (1985). Le tableau I indique les codes et la nomenclature des espèces présentes, classées selon deux catégories écologiques : épigés et endogés. Cette dernière catégorie regroupe les endogés et anéciques au sens de BOUCHE (1972).

MÉTHODES STATISTIQUES

L'analyse des correspondances (LEBART *et al.*, 1979) a été réalisée sur l'ensemble des humus observés (3 par station soit 90 au total), avec 14 variables analysées (TAB. II). Ces variables ont été dédoublées après centrage des moyennes à 10 et réduction de la variance à 1, en raison de l'hétérogénéité des échelles de mesure. De cette façon les coordonnées factorielles s'interprètent directement en termes de contribution aux axes (GREENACRE, 1984). Le nombre total de variables entrées dans l'analyse est donc

28. Des analyses partielles ont été réalisées sur chacun des trois principaux types de sols, soit avec 30 relevés à chaque fois (chaque catégorie de sol est représentée par 10 stations). Les données relatives à la faune lombricienne, à la végétation, au type de sol et à la géomorphologie (TAB. III) servent à expliquer les variations constatées au niveau des humus et ont été placées en variables supplémentaires. Elles ont subi les mêmes transformations que les variables principales.

TABLEAU III.– Liste des variables supplémentaires (45)

Espèces végétales :

ana	*Anagallis arvensis* L.
ann	*Anemone nemorosa* L.
brs	*Brachypodium silvaticum* Roem. et S.
cas	*Carex silvatica* Huds.
com	*Convallaria maialis* L.
def	*Deschampsia flexuosa* Griseb.
eua	*Euphorbia amygdaloides* L.
fai	fainée
feh	*Festuca heterophylla* Lamk.
heh	*Hedera helix* L.
ila	*Ilex aquifolium* L.
jhe	jeune hêtre
leg	*Leucobryum glaucum* Hpe.
leh	*Leontodon hispidus* L.
lop	*Lonicera periclymenum* L.
luf	*Luzula forsteri* DC.
meu	*Melica uniflora* Retz.
moc	*Molinia caerulea* Moench.
nap	*Narcissus pseudo-narcissus* L.
phd	*Phytolacca decandra* L.
pof	*Polytrichum formosum* Hedw.
pom	*Polygonatum multiflorum* All.
pta	*Pteridium aquilinum* L.
rua	*Ruscus aculeatus* L.
rus	*Rubus spp.*
sch	semis de chêne sessile
scn	*Scrofularia nodosa* L.
sfr	semis de frêne
she	semis de hêtre
tes	*Teucrium scorodonia* L.
urd	*Urtica dioica* L.
vec	*Veronica chamaedrys* L.
vis	*Viola riviniana* Reich.

Phases du cycle sylvogénétique

AGG	agradation
BIO	biostatique
CFA	clairière à fougère aigle
CHM	chablis avec marcottage des arbres déracinés
CIH	chêne isolé en hêtraie
CMA	chêne mort, fermeture par régénération de hêtre
C2	événement-zéro (chablis 1990)
C10	innovation (chablis 10 ans)
C15	innovation (chablis 15 ans)
FPV	fermeture par la voûte

Géomorphologie

BUT	butte
GRE	grès

Espèces de lombrics (effectifs) : voir TAB. I

Une analyse de variance à un facteur a été utilisée pour tester l'influence du type de sol sur les caractéristiques morphologiques des humus. Le paramètre statistique utilisé pour les tests est le rapport F de Student (SOKAL & ROHLF, 1969). Le seuil de rejet de l'hypothèse nulle [P(F > Fthéor.)] a été fixé à 5 %.

Le calcul du Chi^2 a été utilisé pour tester l'indépendance de variables qualitatives (fréquences d'occurrence d'événements aléatoires). Le seuil de rejet de l'hypothèse nulle [P(Chi^2 > Chi^2 théor.)] a été fixé à 5 %.

RÉSULTATS

INFLUENCE DU PEUPLEMENT LOMBRICIEN, DU TYPE DE SOL ET DE LA GÉOMORPHOLOGIE SUR LES CARACTÉRISTIQUES MACROMORPHOLOGIQUES DES HUMUS

L'analyse multivariée fait apparaître dans le plan des axes 1 et 2 trois branches correspondant aux trois principaux types de sol présents dans la parcelle étudiée (FIG. 1). L'axe 1 sépare les sols ayant subi un lessivage seul des sols ayant subi une podzolisation. L'axe 2 oppose deux substrats distincts sur lesquels s'est faite cette podzolisation : grès (GRE) et sables stampiens épais (BUT).

Les humus sur sols lessivés sont caractérisés par un horizon A1 peu épais ($A1^-$), clair (va^+ aux 3 profondeurs), coloré (ch^+ aux 3 profondeurs) et tirant sur le jaune (co^+ aux 3 profondeurs), traduisant ainsi la brunification et la minéralisation rapide de la matière organique. La couche H est absente (H^-).

Les humus sur sols podzoliques et podzols sont caractérisés par un horizon A1 épais ($A1^+$), sombre (va^- aux 3 profondeurs) et peu coloré (ch^- aux 3 profondeurs), mais tirant également sur le jaune (co+ aux 3 profondeurs), traduisant ainsi la brunification mais la faible minéralisation de la matière organique. La couche H est absente (H^-).

Les humus sur sols néopodzoliques sont caractérisés par une couleur tirant sur le rouge au niveau de l'horizon A1 (co^- aux 3 profondeurs), qui est peu épais ($A1^-$), clair (va^+ aux 3 profondeurs) et coloré (ch^+ aux 3 profondeurs). La couche H est épaisse (H^+). Ces caractères traduisent une mauvaise incorporation de la matière organique (accumulation en surface) et une mobilisation du fer importante. Ils sont plus particulièrement marqués au niveau des clairières à fougère aigle, présentes seulement sur ce type de substrat.

TABLEAU IV.– Analyse de variance. Effets du type de sol sur 14 caractères macromorphologiques des humus.

Variable	F	P(F > Fobs.)	LESSIVÉS	NEOPODZ.	PODZOLS
co3	6.77	0.002**	10.00a	8.50b	9.50a
va3	9.95	0.002**	4.07a	3.68a	3.00b
ch3	23.81	0.0000***	1.87a	1.20b	1.07b
co6	5.65	0.0051**	10.00a	8.58b	9.50a
va6	5.97	0.0039**	4.60a	4.42a	3.87b
ch6	11.56	0.0001***	2.10a	1.67b	1.27c
co9	8.45	0.0005***	10.00a	8.42b	9.67a
va9	1.27	0.29NS	5.00	5.27	4.87
ch9	11.74	0.0000***	2.57a	2.63a	1.77b
A1	8.87	0.0004***	7.12a	5.77b	8.27a
L	0.76	0.48NS	1.67	1.56	1.92
F	6.52	0.0025**	1.05b	1.61a	2.05a
H	15.50	0.0000***	0.02b	0.35a	0.03b
P	0.00	0.99NS	0.6	0.6	0.6

*Nota : NS = non significatif ; ** = très significatif ; *** = hautement significatif ; les lettres placées à la suite d'une valeur indiquent l'appartenance à un groupe homogène (test de Newman-Keuls). Unités cf. tableau II.*

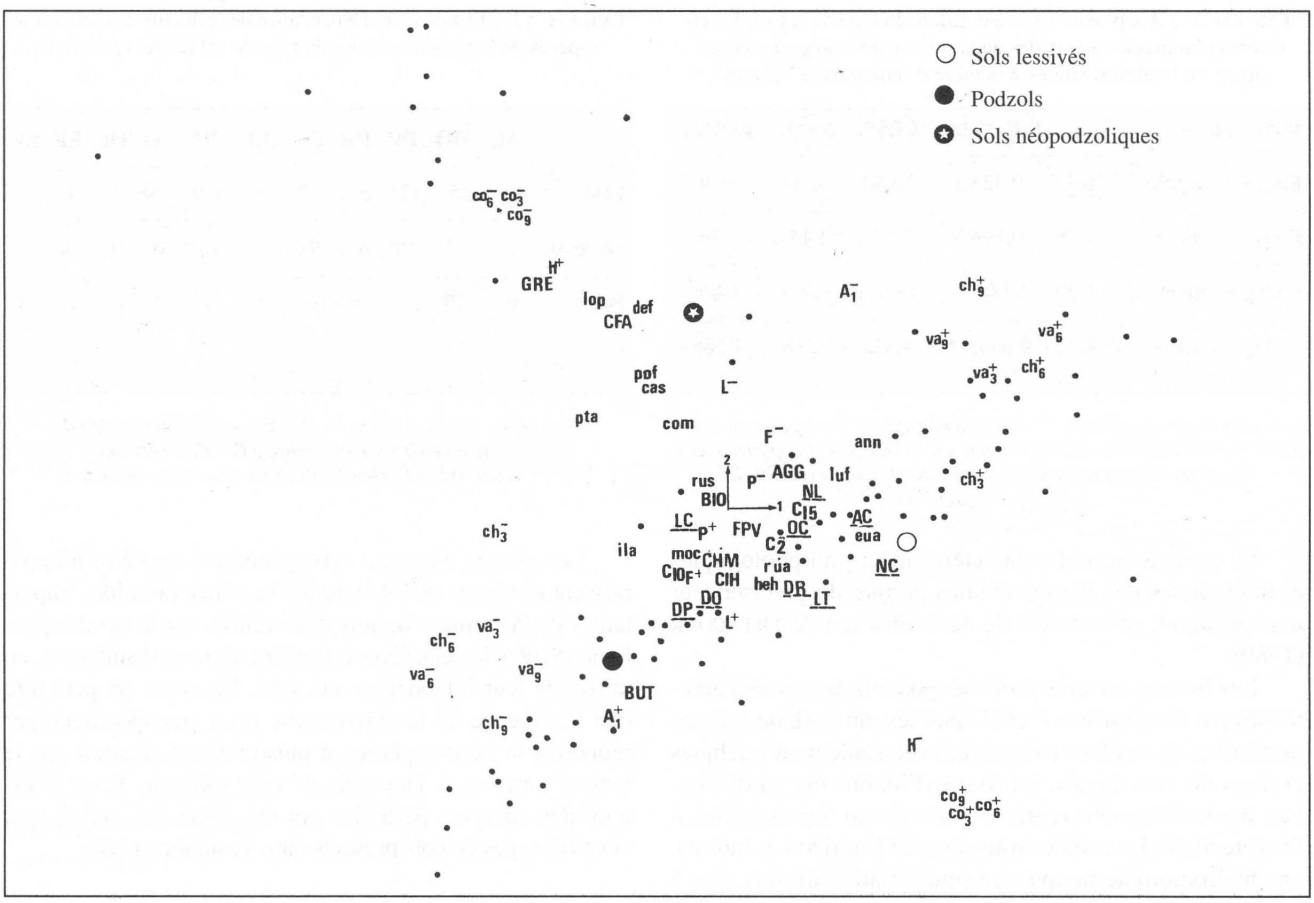

FIG. 1.– Analyse des correspondances totale, représentation dans le plan des axes 1 et 2.

D'après l'analyse de variance portant sur l'effet du facteur type de sol sur les caractéristiques macromorphologiques des humus (TAB. IV) on note que l'épaisseur de la couche L ne varie pas significativement. La couche F est plus épaisse sur sols néopodzoliques (X 1.5) et sur podzols (X 2) que sur sols lessivés.

L'horizon A1 est épais à la fois sur podzols et sols lessivés, mince sur sols néopodzoliques, résultat différent de l'analyse multivariée (FIG. 1). On remarquera toutefois l'étalement des points correspondant aux relevés effectués sur sols lessivés, manifesté par la position du point caractéristique de ce groupe (en variable supplémentaire) qui n'est pas tout à fait dans l'axe de la branche correspondant aux sols lessivés. Il y a donc probablement une forte variation à l'intérieur de ce groupe concernant la profondeur de l'horizon A1 (voir plus loin l'influence du cycle sylvogénétique).

Il y a dépendance des catégories écologiques de lombrics vis-à-vis du type de sol, ce que confirme l'analyse de variance (TAB. V). Les vers endogés (*sensu lato*) sont surtout présents dans les sols lessivés, où ils forment l'essentiel du peuplement, tant en biomasse qu'en effectifs. Les vers épigés sont abondants partout, mais constituent la quasi-totalité du peuplement dans les sols néopodzoliques et les podzols. On notera que, là encore, les sols néopodzoliques ne sont pas intermédiaires entre les sols lessivés et les sols podzoliques, en raison de leur particulière pauvreté en vers.

L'analyse des modifications du peuplement de lombrics peut être réalisée au niveau spécifique. L'analyse multivariée (FIG. 1) et le test de Chi-^{2} (TAB. VI) montrent que, au sein du groupe des épigés, les espèces *Dendrobaena octaedra* (DO) et *Dendrobaena pygmaea* (DP) sont moins abondamment représentées dans les sols lessivés que dans les podzols, sols podzoliques et néopodzoliques, la seconde espèce étant particulièrement caractéristique des podzols et sols podzoliques. Les espèces endogées *Allolobophora chlorotica* (AC), *Aporrectodea caliginosa* (NC), *Aporrectodea longa* (NL) sont particulièrement caractéristiques des sols lessivés par rapport aux deux autres catégories, les effectifs de *Octolasion cyaneum* (OC) étant trop faibles pour que l'on puisse conclure quant à sa répartition dans les trois types de sol. L'originalité de *Lumbricus terrestris*, espèce endogée sensu lato, est à signaler, puisqu'on la retrouve assez abondamment dans les podzols et sols podzoliques, traduisant ainsi la grande capacité d'adaptation de cette espèce. Les sols néopodzoliques en sont cependant pratiquement dépourvus.

Tableau V.– Analyse de variance. Effets du type de sol sur les effectifs et biomasses totaux des deux principales catégories écologiques de lombrics. Unités = nombre d'individus/m ^{2} et g/m ^{2}.

Variable	F	P(F>Fobs.)	LESS.	NEO.	PODZ.
Épigés (effectifs)	0.89	0.42NS	13.90	14.07	19.40
Épigés (biomasses)	1.76	0.19NS	2.28	1.15	1.76
Endogés (effectifs)	6.59	0.0047*	13.67a	1.80b	3.40b
Endogés (biomasses)	6.12	0.0063**	4.33a	0.51b	1.56b

*Nota : NS = non significatif ; ** = très significatif ; *** = hautement significatif ; les lettres placées à la suite d'une valeur indiquent l'appartenance à un groupe homogène (test de Newman-Keuls). Unités cf. Tab. II.*

Tableau VI.– Test de Chi^2. Dépendance des effectifs des différentes espèces de lombrics vis-à-vis du type de sol (codes *cf.* Tab. I).

	AC	DO	DP	DR	LC	LT	NC	NL	OC	EF	EE
Less.	27^{++}	15^{--}	12^{--}	53^{-}	112^{-}	44^{+}	119^{++}	29^{+}	3^{++}	0	0
Neopodz.	1^{--}	34^{+}	19^{+}	64^{+}	98	8^{--}	18^{--}	0^{--}	0^{--}	1	1
Podz.	0^{--}	40^{+}	32^{++}	56	163^{+}	23	26^{--}	2^{--}	0^{--}	0	0

Nota : Chi^2 = 233.7, ddl = 20, P(Chi^2 > Chi^2 obs.) < 0.0001
$^{+/-}$ = valeur supérieure/inférieure à la valeur théorique
$^{++/--}$ = valeur très supérieure/inférieure à la valeur théorique.

La connaissance des caractères macromorphologiques et biologiques des humus étudiés permet de préciser leur nomenclature, selon la clé de détermination de Delecour (1980).

Les humus sur grès (sols néopodzoliques) sont caractérisés par des couches F et H épaisses, un horizon A1 peu profond et de couleur rougeâtre, avec seulement quelques espèces de vers épigés. La forme d'humus est un dysmoder, particulièrement représenté au niveau des clairières à fougère aigle. La couleur rougeâtre de l'horizon A indique une hydromorphie temporaire (mobilisation du fer), due à la présence d'une table gréseuse à faible profondeur.

Les humus sur sables stampiens épais (podzols et sols podzoliques) sont caractérisés par l'absence de couche H, malgré une couche F épaisse, un horizon A1 épais et jaunâtre, la présence de vers épigés abondants et de quelques espèces endogées. La forme d'humus est un moder mulleux.

Les humus sur sables stampiens peu épais reposant sur calcaire (sols lessivés) correspondent à un mull acide : absence de couche H, couche F présente mais peu épaisse, abondance de vers endogés.

Les espèces végétales présentent une répartition différenciée (Fig. 1). On notera par exemple l'association de l'anémone des bois (*Anemone nemorosa*) avec les mulls des sols lessivés et celle du houx (*Ilex aquifolium*) avec les moders mulleux des podzols et sols podzoliques. La présence de la fougère aigle (*Pteridium aquifolium*) sur les dysmoders des grès est à noter, accompagnée d'un certain nombre d'espèces très acidophiles (*Lonicera periclymenum, Deschampsia flexuosa, Polytrichum formosum*). Ceci confirme ce que l'on connaît de l'écologie de ces espèces (Bournerias, 1979 ; Rameau *et al.*, 1989), en particulier la préférence de l'anémone pour les humus doux, le caractère acido-tolérant du houx et le caractère acidophile strict de la fougère aigle, du chèvrefeuille des bois, de la canche flexueuse et du polytric élégant.

Les phases du cycle sylvogénétique du hêtre n'apparaissent pas jouer un rôle marqué face aux variations importantes de la forme d'humus déterminées par la géomorphologie. Seules les clairières à fougère aigle se distinguent, en raison de leur inféodation aux grès. En outre, on peut dire que l'influence de la sylvogénèse n'est pas spécifique par rapport à la géomorphologie puisqu'elle n'apparaît pas le long d'autres axes factoriels de rang moindre. C'est pourquoi des analyses partielles ont été effectuées sur chacun des trois types de sols présents dans la station étudiée.

ÉTUDE DES HUMUS SUR SOLS LESSIVÉS

L'analyse multivariée (Fig. 2) montre que la phase d'agradation (AGG) est caractérisée par des couches L et F épaisses, une couche H parfois présente et un horizon A1 mince, (coloration foncée en surface, claire en profondeur). La phase biostatique (BIO) est caractérisée par des couches L et F minces, l'absence de couche H et un horizon A1 épais, de coloration plus uniforme. L'analyse de variance (Tab. VII) montre que l'épaisseur de l'horizon A1 et de la couche L sont des critères de séparation de ces phases. L'épaisseur de l'horizon A1 et sa coloration uni-

Tableau VII.– Analyse de variance. Variations de quelques caractères macromorphologiques des humus au cours du cycle sylvogénétique % sur sols lessivés (unités en cm).

	F	P(F>Fobs.)	Biostatique	Agradation
L	18.85	0.0015**	1.21b	2.67a
F	2.50	0.14NS	0.38	0.82
H	4.00	0.07NS	0.00	0.07
A1	23.58	0.0007***	11.58a	5.67b

*Nota : NS = non significatif ; ** = très significatif ; *** = hautement significatif ; les lettres placées à la suite d'une valeur indiquent l'appartenance à un groupe homogène (test de Newman-Keuls). Unités cf. Tab. II.*

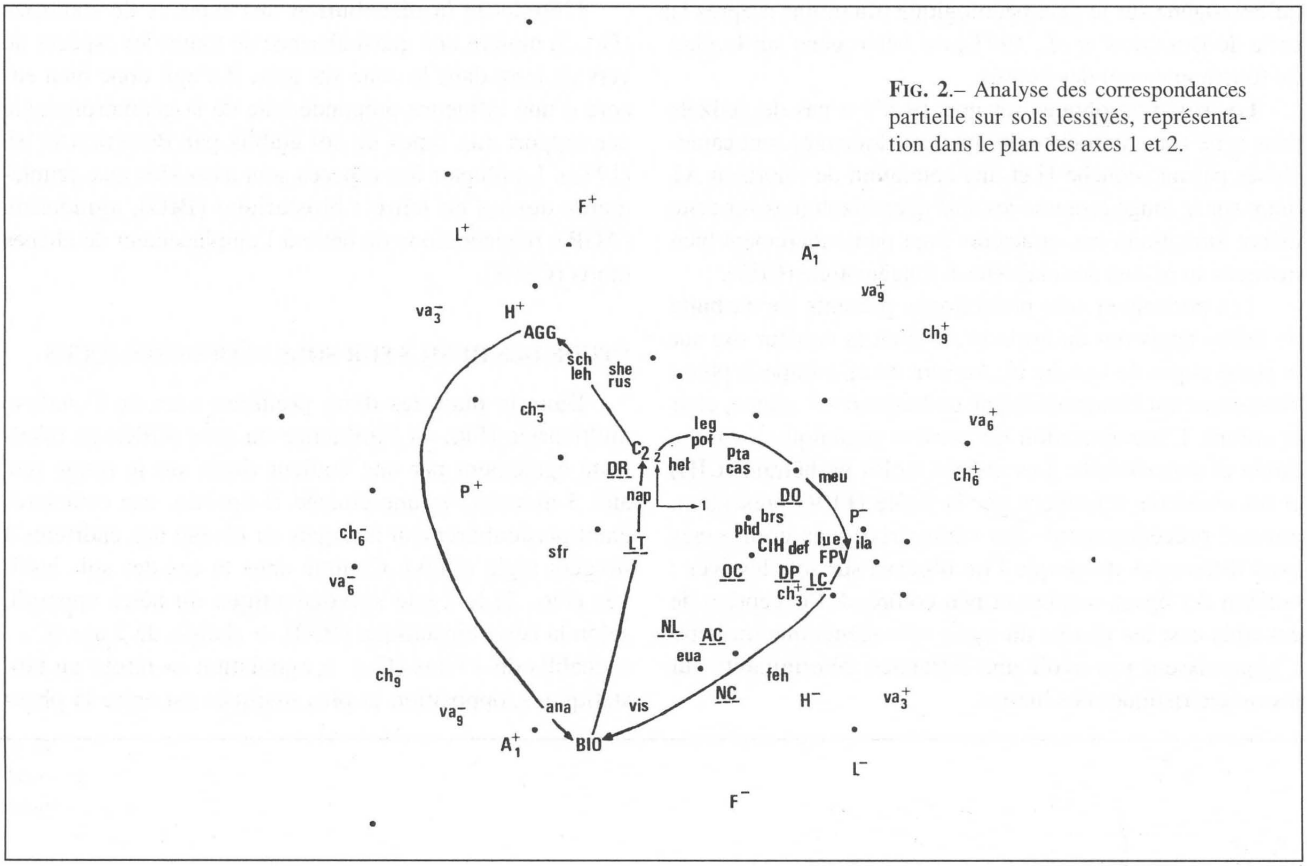

FIG. 2.– Analyse des correspondances partielle sur sols lessivés, représentation dans le plan des axes 1 et 2.

forme, ainsi que l'absence de couche H, indiquent une meilleure incorporation de la litière. Si l'on relie par des flèches les phases du cycle sylvogénétique, on observe deux boucles, avec une évolution distincte des humus selon que les clairières se referment par la voûte ou bien à la suite d'un processus de régénération (FIG. 2). La fermeture par la voûte (FPV) se caractérise par l'absence de couche H, des couches L et F minces (caractères de la phase biostatique) et surtout par l'absence de pourritures blanches, une couleur très claire de l'horizon A1 qui est peu épais. Ces caractères différentiels sont à mettre en rapport avec la faiblesse des apports de litière au sol. Les chênes isolés en hêtraie (CIH) se rapprochent beaucoup de cette catégorie (il s'agit toujours de chênes dépérissants).

Les résultats de l'analyse multivariée (FIG. 2) et les tests de Chi-² réalisés sur la répartition des espèces de lombrics (TAB. VIII) montrent une évolution du peuplement de vers de terre au cours de la croissance des peuplements naturels de hêtre. La phase d'agradation est caractérisée par l'abondance des espèces épigées *Dendrodrilus rubidus* (DR) et *Lumbricus castaneus* (LC) et la faiblesse des effectifs des espèces endogées *Allolobophora chlorotica* (AC) et *Aporrectodea longa* (NL). On remarquera l'abondance de *Lumbricus terrestris* (LT) au cours de cette phase, qui traduit là encore la grande résistance de cette espèce. Les clairières refermées par la voûte abritent essentiellement des espèces épigées (LC, DP, DO). On remarquera que sur ces sites, la matière organique est essentiellement localisée en surface, au sein de la litière peu épaisse.

TABLEAU VIII.– Test de Chi². Dépendance des effectifs des différentes espèces de lombrics vis-à-vis des phases de croissance du hêtre sur sols lessivés (codes *cf.* TAB. I).

	AC	DO	DP	DR	LC	LT	NC	NL
BIOSTATIQUE	11^{+}	1	1	9^{-}	22^{-}	10^{--}	30	24^{++}
AGRADATION	5^{-}	2	1	20^{+}	30^{+}	18^{++}	27	2^{--}

Nota : Chi-² = 29.01, ddl = 7, P(Chi-² > Chi-² obs.) < 0.001
+/− = valeur supérieure/inférieure à la valeur théorique
++/−− = valeur très supérieure/inférieure à la valeur théorique.

ÉTUDE DES HUMUS SUR PODZOLS ET SOLS PODZOLIQUES

L'analyse des correspondances effectuée sur cette catégorie de sols (FIG. 3) montre bien l'influence déterminante de la géomorphologie sur les humus, puisque l'on retrouve des sols podzoliques à la fois sur la butte de sables épais (BUT) et sur les grès (GRE). Trois branches sont isolées par l'analyse au sein de cet ensemble qui, bien

qu'homogène sur le plan pédologique (du moins d'après la carte de BOUCHON *et al.*, 1973), est hétérogène sur le plan du fonctionnement des humus.

Les sols podzoliques sur grès (il n'y a pas de podzols dans cette zone, en raison du mauvais drainage) sont caractérisés par une couche H et une coloration de l'horizon A1 tirant sur le rouge (comme les sols néopodzoliques sur cette même formation), ces caractères étant particulièrement bien marqués au niveau des clairières à fougère aigle (CFA).

Les podzols et sols podzoliques présents sur la butte de sables épais ont un horizon A1 dont la couleur tire sur le jaune et pas de couche H. Au sein de ce groupe la phase biostatique est caractérisée par un horizon A1 mince, clair et coloré. L'incorporation de matière organique est donc faible et superficielle. Les chênes isolés en hêtraie (CIH) et les clairières refermées par la voûte (FPV) présentent, comme précédemment, des caractéristiques communes mais différentes de ce que l'on observe sur sols lessivés : horizon A1 épais, sombre et peu coloré. A l'exception de ces trois cas, les phases du cycle sylvogénétique du hêtre n'apparaissent pas avoir une influence déterminante sur les caractéristiques des humus.

L'étude de la distribution des espèces de lombrics (FIG. 3) montre une quasi-absence de toutes les espèces de vers de terre dans la zone sur grès, il s'agit donc bien encore d'une influence prépondérante de la géomorphologie par rapport aux types de sol établis par BOUCHON *et al.* (1973). La plupart des espèces sont associées aux peuplements denses de hêtre : biostatique (BIO), agradation (AGR), régénérations de hêtre à l'emplacement de chênes morts (CMA).

ÉTUDE DES HUMUS SUR SOLS NÉOPODZOLIQUES

Dans le plan des deux premiers axes de l'analyse multivariée (FIG. 4) l'influence du grès (GRE) se manifeste également par une couleur tirant sur le rouge (co aux 3 niveaux) et une couche H épaisse, ces caractères étant particulièrement marqués au niveau des clairières à fougère aigle (CFA). Comme dans le cas des sols lessivés (FIG. 2) le cycle sylvogénétique du hêtre apparaît, selon la série biostatique (BIO) -> chablis de 2 ans (C_2) -> chablis de 15 ans (C_{15}) -> agradation -> retour au biostatique. L'opposition la plus marquée est entre la phase

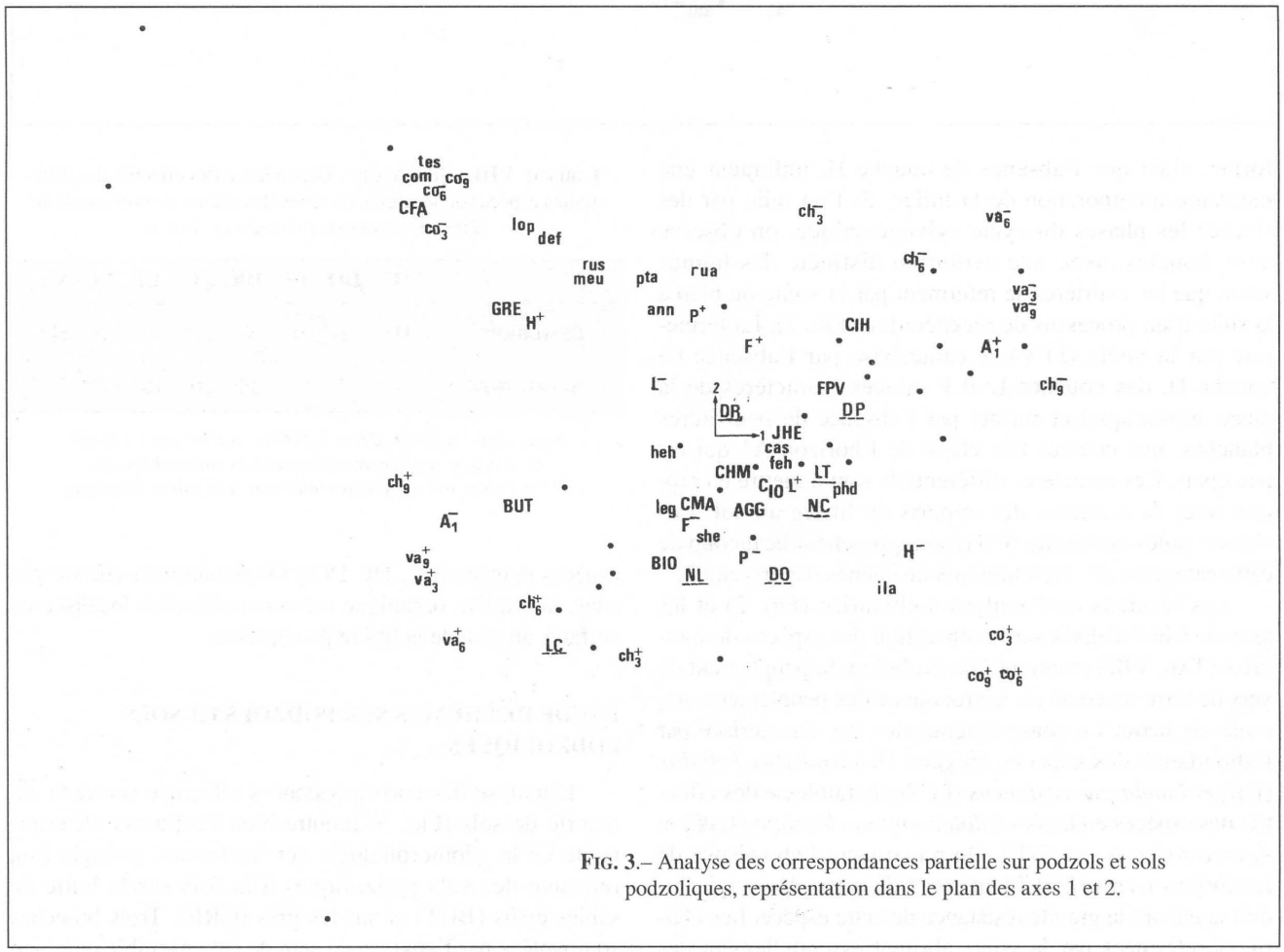

FIG. 3.– Analyse des correspondances partielle sur podzols et sols podzoliques, représentation dans le plan des axes 1 et 2.

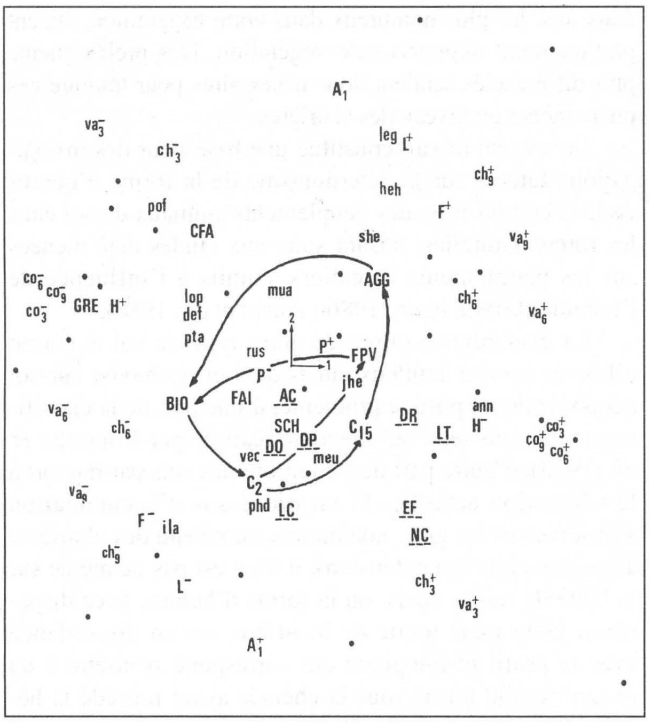

FIG. 4.– Analyse des correspondances partielle sur sols néopodzoliques, représentation dans le plan des axes 1 et 2.

biostatique, caractérisée par un horizon A1 épais, des couches L et F minces, et la phase d'agradation, présentant des caractères opposés. Ces mêmes différences ont été observées sur sols lessivés. En fait, là encore, la géomorphologie prime sur le type de sol dans le déterminisme de la forme d'humus, car les phénomènes liés au cycle sylvogénétique décrits ci-dessus ne sont observables que dans la zone de sables stampiens minces reposant sur calcaire, la régénération par clairiérage étant absente de la zone gréseuse (la fougère aigle s'installe avant le hêtre au niveau des clairières).

Les peuplements lombriciens sont représentés essentiellement par des espèces épigées, essentiellement associées aux chablis de 2 et surtout 15 ans (FIG. 4).

DISCUSSION

Trois formes d'humus ont été observées dans la parcelle de la Tillaie : mull, moder mulleux, dysmoder. Elles correspondent à trois modes de fonctionnement et sont, statistiquement, associées respectivement aux sols lessivés, aux podzols et sols podzoliques et enfin aux sols néopodzoliques. Mais la prise en compte de la géomorphologie montre que le déterminisme de la formation des dysmoders est essentiellement lié à la présence d'une table gréseuse à faible profondeur, peut-être en raison de l'engorgement du sol en période hivernale et printanière. Bien qu'aucune mare n'existe dans la parcelle étudiée, la présence de molinie (*Molinia caerulea*) peut indiquer une hydromorphie temporaire proche de la surface (BECKER, 1972). Si l'on compare les podzols et sols podzoliques (essentiellement présents sur le talus de sables épais) et les sols lessivés (sables sur calcaire), l'épaisseur de la couche F est, au niveau des couches holorganiques, le caractère qui distingue le mieux ces deux catégories de sols (TAB. IV). On peut mettre ce phénomène en regard avec la faible densité des vers de terre endogés (sensu lato) sur podzols et sols podzoliques (TAB. V). La consommation de litière par la faune resterait alors en deçà de la quantité arrivant annuellement au sol, phénomène reproduisant ce que l'on peut obtenir expérimentalement en augmentant les apports de litière (DAVID *et al.*, 1991). La présence d'une couche H épaisse correspond à l'absence totale de vers de terre, telle qu'elle peut être observée sur les grès, avec l'hypothèse du rôle néfaste de l'engorgement hivernal et printanier sur ces animaux. Au stade de cette étude, l'explication de ces phénomènes ne peut cependant pas être fournie : on ne sait pas pourquoi les vers endogés sont absents lorsque les sables stampiens sont épais, ni pourquoi l'hydromorphie temporaire (si elle est vérifiée) affecterait les populations épigées vivant normalement en surface. La nature de la litière ne change pas (feuilles de hêtre) mais peut-être sa qualité varie-t-elle. Les mesures effectuées par ROBIN (1970) ne montrent cependant pas de différences notables dans la richesse des feuilles de hêtre en éléments minéraux (notamment en calcium) selon le type de sol. Le problème reste donc posé.

L'absence de régénération au niveau des clairières à fougère aigle présentes sur grès bloque le cycle sylvogénétique et la reconstitution de la forêt après chablis. La comparaison des clairières actuelles avec la carte établie il y a 25 ans (BOUCHON *et al.*, 1973) montre qu'elles sont en train de s'élargir. Il existe donc, dans cette zone, un risque de passage à un autre écosystème que la forêt. Ce phénomène s'observe également lors du développement des landes à éricacées en milieu forestier (BERNIER, 1992 ; BERNIER *et al.*, 1993 ; PONGE *et al.*, 1993). Dans le déterminisme de ce blocage, il convient de distinguer trois facteurs possibles, pouvant agir en synergie : la forme d'humus (le dysmoder est néfaste à l'installation des jeunes semis de hêtre, WEISSEN, 1978, 1986, PONTAILLER, 1979), l'allélopathie (la fougère aigle est connue pour ses propriétés phytotoxiques, GLASS, 1976, GLIESSMAN, 1976), l'ombrage réalisé par les frondes de cette espèce (le manque de lumière est défavorable au développement du système racinaire des jeunes semis de hêtre, PONTAILLER, 1979).

Les caractères macromorphologiques des humus varient également en fonction des phases du cycle sylvogénétique. Ce sont cependant plutôt des variations quantitatives que qualitatives que l'on observe. Sauf sur la butte

de sables stampiens épais où seule l'influence du chêne (dépérissant ou mort) est perceptible, la phase d'agradation du hêtre est caractérisée par un épaississement important de la couche F et une réduction d'épaisseur de l'horizon A1. La tendance est donc à l'accumulation de matière organique en surface, sans cependant qu'il y ait changement de la forme d'humus. De tels phénomènes ont été observés dans d'autres types de peuplement, en particulier chez les conifères (PAGE, 1968 ; BERNIER, 1992 ; PONGE *et al.*, 1993). Le déterminisme d'un tel phénomène est encore inconnu. La production de feuilles, plus forte en phase d'agradation (LEMÉE, 1978), peut être invoquée, mais la différence est faible et ne permet pas d'étayer l'hypothèse d'une saturation des populations consommatrices de litière. L'acidification liée à la phase de croissance intense des arbres peut être retenue (PAGE, 1968 ; ULRICH, 1986 ; BERNIER, 1992), mais des mesures précises sont attendues sur le site de la présente étude.

Les travaux de FAILLE (1975a, b) sur l'évolution des humus à la suite du clairiérage, effectués dans cette même parcelle, ont montré des modifications importantes, attribuées en partie au développement de la strate herbacée, dont l'action s'observe au niveau de taches très petites (LEMÉE, 1975 ; FAILLE, 1977). Dans la présente étude, des différences très grandes ont été observées d'un chablis à l'autre, y compris sur un même type de sol, mais la distribution des taches de végétation n'a pas été prise en compte. Les chablis de deux ans, les plus nombreux dans notre échantillon, étaient pratiquement dépourvus de végétation. Des prélèvements plus différenciés seraient donc nécessaires pour traduire ces phénomènes au niveau des clairières.

Le présent travail constitue une base pour des investigations futures sur le déterminisme de la forme d'humus et de la composition des peuplements animaux du sol dans les forêts naturelles, faisant suite aux études déjà menées sur les peuplements forestiers soumis à l'influence de l'homme (PONGE *et al.*, 1986 ; ARPIN *et al.*, 1986).

La discordance observée entre type de sol et forme d'humus (moder mulleux sur podzol et dysmoder sur sol néopodzolique) pose le problème, d'une part de la classification des sols telle qu'elle a été réalisée par BOUCHON *et al.* (1973), d'autre part de l'équilibre des sols par rapport à la végétation actuelle. Si un processus d'accumulation s'observe sur les grès, notamment au niveau des clairières à fougère aigle (en extension), il n'en est pas de même sur la butte de sables épais, où la forme d'humus, avec disparition lente mais totale de la litière, est en discordance avec le profil pédologique qui correspond peut-être à un podzol fossile formé sous la chênaie ayant précédé la hêtraie climacique actuelle. Dans ce cas il ne serait plus actif aujourd'hui. L'insertion de minéraux tests dans les horizons de surface (RANGER & ROBERT, 1985) devrait permettre de répondre à cette question.

BIBLIOGRAPHIE

ARPIN P., DAVID J.F., GUITTONNEAU G.G., KILBERTUS G., PONGE J.F.) & VANNIER G., 1986.– Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. I. Description des stations et étude de la faune du sol. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 23 : 89-118.

BECKER M., 1972.– Etude des relations sol-végétation en conditions d'hydromorphie dans une forêt de la plaine lorraine. *Annales des Sciences Forestières*, 30 : 143-182.

BERNIER N., 1992.– *Modification de la forme d'humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude*. Mémoire de DEA, Université d'Orsay, 80 p.

BERNIER N., PONGE J.F. & ANDRE J., 1993.– Comparative study of soil organic layers in two bilberry-spruce forest stands (*Vaccinio-Piceetea*). Relation to forest dynamics. *Geoderma*, 00 : 000-000.

BOUCHE M.B., 1969.– Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. *Pedobiologia*, 9 : 26-34.

BOUCHE M.B., 1972.– *Lombriciens de France. Ecologie et systématique*. INRA, Paris, 671 p.

BOUCHON J., FAILLE A., LEMEE G., ROBIN A.M. & SCHMITT A., 1973.– *Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie*. Université d'Orsay, 12 p. + 3 cartes hors-texte.

BOURNERIAS M., 1979.– *Guide des groupements végétaux de la région parisienne. Bassin parisien. Nord de la France. Ecologie et phytogéographie*. SEDES, Paris, 509 p.

DAVID J.F., PONGE J.F., ARPIN P. & VANNIER G., 1991.– Reactions of the macrofauna of a forest mull to experimental perturbations of litter supply. *Oikos*, 61 : 316-326.

DELECOUR F., 1980.– Essai de classification pratique des humus. *Pédologie*, 30 : 225-241.

DENISOT G., 1970.– *Carte géologique détaillée de la France au 1/50 000e. Feuille de Fontainebleau et notice explicative*. BRGM, Orléans, 20 p. + 1 carte hors-texte.

DUCHAUFOUR P., 1968.– *L'évolution des sols. Essai sur la dynamique des profils*. Masson, Paris, 94 p.

FAILLE A., 1975a.– Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Evolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. *Œcologia Plantarum*, 10 : 43-62.

FAILLE A., 1975b.– Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clairiérage sur les humus. *Œcologia Plantarum*, 10 : 309-330.

FAILLE A., 1977.– Action des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. II. Influence sur quelques caractères des humus et leurs activités microbiennes. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 14 : 289-306.

FAILLE A., 1980.– Influence sur la végétation herbacée de l'ouverture de trouées dans les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bulletin d'Ecologie*, 11 : 1-10.

GLASS A.D.M., 1976.– The allelopathic potential of phenolic acids

associated with the rhizosphere of *Pteridium aquilinum*. *Canadian Journal of Botany*, 54 : 2440-2444.

GLIESSMAN S.R., 1976.– Allelopathy in a broad spectrum of environments illustrated by bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 73 : 95-104.

GREENACRE M.J., 1984.– *Theory and applications of correspondence analysis*. Academic Press, London, 364 p.

JACQUIOT C., ROBIN A.M.) & BEDENEAU M., 1973.– Reconstitution d'un ancien peuplement forestier par l'étude anatomique de charbons de bois et leur datation par le ^{14}C. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 120 : 231-234.

KOOP H., 1989.– *Forest dynamics. SILVI-STAR : a comprehensive monitoring system*. Springer Verlag, Berlin, 229 p.

LEBART L., MORINEAU A.) & FENELON J.P., 1979.– *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes*. Dunod, Paris, 510 p. + 2 p. en annexe.

LEMEE G., 1975.– Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. III. Influence du peuplement graminéen sur les caractères et l'activité biologique du mull acide. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 12 : 157-167.

LEMEE G., 1978.– La hêtraie naturelle de Fontainebleau. *In Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes forestiers*, eds. M. LAMOTTE et F. BOURLIERE. Masson, Paris, 75-128.

OLDEMAN R.A.A., 1990.– *Forests : elements of silvology*. Springer Verlag, Berlin, 624 p.

PAGE G., 1968.– Some effects of conifer crops on soil properties. *Commonwealth Forestry Review*, 47 : 52-62.

PONGE J.F., ANDRE J., BERNIER N.) & GALLET C., 1993.– La régénération naturelle de l'épicéa : connaissances actuelles. Le cas de la forêt de Mâcot (Savoie). (à paraitre)

PONGE J.F., VANNIER G., ARPIN P. & VANNIER G., 1986.– Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol. Intérêt sylvicole. *Revue Forestière Française*, 38 : 509-516.

PONTAILLER J.Y., 1979.– *La régénération du hêtre en forêt de Fontainebleau : ses relations avec les conditions hydriques stationnelles*. Thèse de 3e cycle, Université d'Orsay, 98 pp.

RAMEAU J.C., MANSION D. & DUME G., 1989.– *Flore forestière française, guide écologique illustré. I. Plaines et collines*. IDF, Paris, 1785 p.

RANGER J.) & ROBERT M., 1985.– Caractérisation du fonctionnement physico-chimique des sols forestiers par une approche expérimentale utilisant l'évolution de minéraux primaires. *Agronomie*, 5 : 157-168.

ROBIN A.M., 1970.– Contribution à l'étude du processus de podzolisation sous forêt de feuillus. *Science du Sol*, [1970] : 63-83.

SIMS R.W. & GERARD B.M., 1985.– *Earthworms. Keys and notes for the identification and study of the species*. Brill and Backhuys, London, 171 p.

SOKAL R.R.) & ROHLF F.J., 1969.– *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman and Co, San Francisco, 776 p.

TOUTAIN F., 1981.– Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Revue Forestière Française*, 33 : 449-477.

ULRICH B., 1986.– Natural and anthropogenic components of soil acidification. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 149 : 702-717.

WEISSEN F., 1978.– Dix années d'observation sur la régénération en hêtraie ardennaise. In : *Symposium Feuillus précieux, Proceedings*, Nancy, France, 11/IX-15/IX 1978. INRA, CNRF, Document 78/08, 60-70.

WEISSEN F., 1986.– Problèmes de régénération en hêtraie ardennaise. *Bulletin de la Société Royale Forestière de Belgique*, 93 : 113-117.